

Um método de análise de populações vegetais

por

G. M. de Oliveira Castro

(Com 9 quadros)

ORÍGEM DO MÉTODO

Os estudos realizados nos três primeiros decênios dêste século, sobre os insetos hematófagos, visaram não só a sistemática como o registo regular dos fatos autecológicos de maior evidência. Divulgados em publicações diversas e em algumas monografias bastante completas, vieram facilitar a identificação das espécies de todos os países e, pelos dados sobre morfologia, hábitos e criadouros, serviam de base a novas pesquisas.

Assim, em 1929, pude iniciar estudos de morfologia comparada e investigações sobre a possível relação entre os diferentes tipos de vegetação e a distribuição dos hematófagos do Brasil.

Para satisfazer essa dupla finalidade, vim realizando, em várias ocasiões e em zonas biogeográficas diferentes, trabalhos de campo, colhendo material para estudos morfológicos e observando a área própria de cada espécie.

Nessas pesquisas, descobri a existência do fenômeno sucessional na fauna hematófaga, e surpreendente correlação entre sucessão e filogênese.

Nos gêneros «indiferentes», tomando linhas evolutivas bem estabelecidas, verifiquei que as espécies de morfologia generalizada viviam em habitats pioneiros, e as mais diferenciadas nos estabilizados.

Entre os gêneros “característicos”, os neotrópicos ocorriam com frequência relativa maior nas fases mais avançadas da sucessão, dando-se o inverso com aqueles cuja área abrangesse mais de um reino biogeográfico. Como não houvesse relíquias entre os monotópicos, podia considerá-los como sendo gêneros recentes, e tomar os de distribuição politópica como mais antigos. Feita a análise estatística, a correlação resultou significativa e, assim, mais uma vez fui levado a concluir pela existência de uma ligação entre a filogênese e a sucessão.

Em 1945, H. P. VELOSO publicou «As comunidades e as estações botânicas de Teresópolis, Estado do Rio de Janeiro». A relação de espécies

segundo as associações, constante nesse trabalho, completada por dados, que me forneceu o próprio Autor, permitiu-me estender o método de análise às comunidades vegetais e, de novo, encontrei o fenômeno de variação de freqüência relativa de gêneros monotópicos e politópicos correlacionada com os estádios da sera local.

No ano passado, por sugestão do eminentíssimo biogeógrafo e ecólogo canadense, Prof. P. DANSEREAU, em missão de cooperação intelectual no Brasil, submeti a esse método de análise os gêneros de plantas que integram a chamada floresta de bôrdos do Canadá, tomando como base provisória os dados contidos na sua publicação: "L'Erablière Laurentienne. I. Valeur d'indice des espèces", resultando correlação perfeitamente homóloga às obtidas anteriormente.

Finalmente, em junho daquele ano publiquei uma resumida nota com alguns resultados preliminares, nos Anais da Academia Brasileira de Ciências.

O MÉTODO DE ANÁLISE

O método de análise visa o papel da filogênese na composição específica das associações.

Reduzido à essência, consiste na investigação pelo método estatístico, de uma correlação entre dois fenômenos, o filogenético e o sucessional. A parte interpretativa, portanto, pode ser considerada impessoal, já que depende quase que só da leitura de um resultado numérico, expressão da maior ou menor probabilidade de correlação entre os fenômenos analisados.

DADOS ECOLÓGICOS

O levantamento das associações que formam a sera, a determinação da posição de cada uma delas no processo da sucessão e a discriminação das espécies segundo o grau de fidelidade ao meio são fundamentais para a análise.

É óbvio que as espécies naturalizadas e outros elementos estranhos à sera, como incursões ou relíquias de floras vizinhas, devem ser cuidadosamente evitados. As comunidades conseqüentes à intervenção humana, deliberada ou não, são consideradas à parte. A análise abrange apenas os elementos da prisserra.

Os gêneros são distribuídos em sete classes, fundadas na noção de fidelidade estabelecida por J. BRAUN-BLANQUET. Cinco delas compõem-se

de gêneros *característicos*, respectivamente do estádio pioneiro, do serclímáx, do subclímáx, do quasiclímáx e do clímáx. As restantes são a classe dos *diferenciais*, com os gêneros comuns a duas ou mais das quatro últimas fases da serra, participantes, no entanto, de mesofilia relativa e de associações com a mesma estrutura fundamental; e, finalmente, a classe dos *indiferentes*, com os gêneros que não tendo afinidade pronunciada por qualquer *habitat*, ocorrem tanto nos mesófilos como nos pioneiros.

O conceito de fidelidade, porém, implica noções quantitativas, como os índices de *presença*, de *abundância* e a noção de *vitalidade*, perfeitamente definidas no caso da espécie, mas que precisam de ser reconsideradas, em se tratando de unidades taxinômicas maiores.

Se o gênero ocorre com espécie única, ou com várias mas todas da mesma tolerância, sua classificação ecológica coincide com a das espécies. Mas um gênero pode ter espécies em *habitats* diversos, e neste caso deveríamos investigar onde se encontra com maior abundância e vitalidade.

O índice de presença pode ser estabelecido sem dificuldade; mas que significará abundância e vitalidade de um gênero?

Pelo número de indivíduos avalia-se a abundância da espécie; de modo semelhante, pelo número de espécies se pode estabelecer o índice de abundância dos gêneros.

Ambas as noções de abundância contribuiriam para exprimir fatos da mesma natureza e, o que é digno de se notar, estariam ligadas a fenômenos homólogos sem que a ligação decorresse das próprias definições, como no seguinte exemplo: a maior variabilidade do gênero, como a da espécie, coincide com sua maior abundância.

A noção de abundância de um gênero, introduzida nas definições dos diversos graus de fidelidade, torna a escala de J. BRAUN-BLANQUET, com toda sua plasticidade e significado, extensível à classificação ecológica de gêneros.

Todavia, qualquer que seja o valor dessa estensão, só raramente terá de ser utilizada, porque os gêneros que ocorrem em mais de um estádio da serra, de regra, se apresentam com número de espécies pequeno demais para que os índices de abundância cheguem a exprimir qualquer tendência para determinado *habitat*.

Distinguem-se, pois, na prática, apenas os seguintes graus de fidelidade:

A. *Gêneros característicos*: aqueles que têm todas as espécies (ou número significativamente maior de espécies) características de uma comunidade; p. ex.: pioneiros, do subclímax, do clímax;

B. *Gêneros companheiros ou indiferentes*: os que não têm afinidade pronunciada por qualquer comunidade;

C. *Gêneros acidentais ou estranhos*: os intrusos de outras comunidades, ou relíquias de comunidades precedentes.

Finalmente, sendo as variações do meio mais acentuadas nos *habitats* pioneiros e diminuindo progressivamente nos estádios vizinhos até atingirem o mínimo no clímax, as categorias acima definidas podem ser dispostas em série decrescente, segundo a amplitude ecológica de cada uma: indiferentes, pioneiras, diferenciais, do serclímax, do subclímax, do quasiclímax e do clímax.

DADOS E PRINCÍPIOS FILOGENÉTICOS

A anatomia e a embriologia comparadas, quando coincidem em seus resultados, estabelecem séries de espécies ou de grupos de espécies, em que cada uma dessas unidades taxinômicas se dispõe conforme os graus de um processo evolutivo, numa determinada direção.

A anatomia comparada distingue as estruturas de ocorrência mais geral, considerando-as de tipo primitivo, em oposição às diferenciadas com seus atributos especiais. A embriologia, investigando a ontogênese, mostra que estas se originam de esboço simples, quase sempre semelhante às estruturas mais generalizadas.

Deste modo o morfologista estabelece algumas *linhas evolutivas*, consciente porém, mesmo quando dispõe de fósseis e de argumentos biogeográficos, de que a evidência é indireta e não resultado do método experimental.

Um gênero, seja pela intuição do naturalista que o creou ou pela própria essência do método de caracterizá-lo, compõe-se, em geral, de espécies relacionadas umas com as outras, e todas entre si pela espécie mais generalizada. As espécies de um mesmo gênero quase sempre constituem linhas evolutivas diversas, que irradiam de um centro comum.

Ná análise de que tratamos devemos sempre decompor os gêneros indiferentes em suas linhas evolutivas.

Com relação aos mosquitos pude verificar que, repartindo-se pelos diversos estádios da será as espécies de uma mesma linha evolutiva, as diferenciadas se encontram nos *habitats* mais estáveis e as generalizadas nos estádios pioneiros. A análise pode ser feita porque a diferença principal entre as espécies de cada linha evolutiva estava na estrutura da terminália dos machos, órgão este bem estudado do ponto de vista embriológico e anatômico.

Numa será, porém, os gêneros indiferentes ocorrem em número relativamente pequeno. Cada um de seus estádios tem gêneros próprios e, de regra, ocupam linhas evolutivas tão diversas que, na falta de fósseis, apenas a biogeografia nos poderá fornecer alguma base de comparação.

A área de dispersão de um gênero depende dos meios de migração, da tolerância de suas espécies a *habitats* diversos e do tempo. Além disso, nos acidentes geográficos, inibida a migração e estando as condições de ambiente nos limites de tolerância, o acréscimo de área, quando possível, só se dá a custa de tempo muito maior. Considerando os reinos biogeográficos em que se dividiu o globo, separados por extensões marítimas, altas cadeias de montanhas, grandes areais, ou estreitas faixas de terra, teremos de concluir que essas barreiras ou impossibilitam de todo ou exigem oportunidades excepcionais de serem vencidas.

A Biogeografia histórica, apoiada na Geologia e na Paleontologia, vem acumulando evidências de que os gêneros politópicos devem a sua dispersão à terem podido migrar em tempos passados, quando tais barreiras não existiam, ou não tinham ainda atingido grande desenvolvimento. Os gêneros que abrangem mais de um reino biogeográfico são, pois, de formação antiga.

Os gêneros monotópicos ou endêmicos, podem ser representados por «reliquias» ou por espécies recentes. O critério morfológico, mas sobretudo a Paleontologia, permite decidir da alternativa. De modo geral adoto a opinião de STANLEY A. CAIN :

«... the relic nature of an endemic should never be accepted without some form of positive evidence.»

Em resumo, distingo os gêneros em politópicos e monotópicos, numa primeira aproximação para separá-los em dois níveis de evolução : os antigos e os recentes.

APLICAÇÃO DO MÉTODO

A presente aplicação toma por objeto os dados contidos nas seguintes publicações :

DANSEREAU, P.

1945 — Essai de Corrélation Sociologique entre les Plantes Supérieures et les Poissons de la Beine du Lac Saint-Louis. Revue Canadienne de Biologie. 4(3) : 369-417.

1945 — Les Conditions de l'Acéiculture. Separata de Agriculture 2(1) : 45-47; (2) : 140-152; (3) : 259-267; (4) : 332-348.

1946 — L'Érablière Laurentienne II. Les Sucessions et leurs indicateurs. Canadian Journal of Research, C. 24 : 235-291.

Eventualmente lancei mão também de dois outros trabalhos do mesmo Autor :

DANSEREAU, P.

1943 — L'Érablière Laurentienne I. Valeur d'indice des espèces. Canadian Journal of Research 21 : 65-93.

1944 — Les érablières de la Gaspésie et les fluctuations du climat. Separado de Bull. Soc. Geogr. Qué. & Montréal, N.S. 3(1-2) : 1-18.

Constitui garantia desta aplicação justamente não serem os dados colhidos por quem os analisa, ficando assim rigorosamente isentos de quaisquer tendências de sua parte.

Além disso, aproveitando-me mais uma vez da autoridade e da gentileza do Prof. P. DANSEREAU, aceitei a sugestão que me fez de analisar êsses novos dados, os quais sem dúvida serão outra e a melhor garantia que posso oferecer.

OBSERVAÇÕES SÔBRE A DISTRIBUIÇÃO DE ALGUNS GÊNEROS

Os reinos fitogeográficos são os estabelecidos por A. ENGLER, mas emprego as designações : reino holártico e reino neotrópico, em vez de «reino nórdico extratropical ou boreal» e de «reino central-sulamericano». São classificados como monotópicos não só os gêneros exclusivamente holárticos, mas os que transpõem os limites desse reino, com uma ou outra espécie em regiões contíguas, ou de transição, assim os gêneros *Carpinus*, *Chimaphila*, *Corallorrhiza*, *Linnaea*, *Monotropa*, *Ostrya*, *Populus* e *Pyrola* que se extendem até ao México, *Abies* e *Smilacina* que atingem à Guatemala, *Allium*, com espécies no México e na Abissínia e *Veratrum* que vai até Burma.

Gêneros tais como *Acer*, com espécies em Sumatra e Java; *Prenanthes*, que além dessas localidades ocorre na ilha de Sokotra; *Fraxinus* e *Kalmia*.

que abrangem Cuba na sua área de distribuição, se bem que tenham a maioria de suas espécies no reino holártico, são considerados politópicos: êsses territórios não só pertencem a outros reinos fitogeográficos, o paleotrópico e o neotrópico respectivamente, como estão separados da Holarctis por barreiras geográficas.

No presente trabalho os gêneros politópicos serão assinalados por um asterisco.

ANÁLISE DOS DADOS

As espécies da flora da floresta de bôrdos do Canadá, registadas nas publicações referidas, e classificadas segundo as associações onde ocorrem são as seguintes:

I. Pioneiras.

A. Da hidrossera.

1) ribeirinhas. a) aquáticas. Nupharatum variegati: *Nuphar variegatus*; *Vallisnerium americanum*: *Anacharis canadensis*, *Heleocharis palustris v. major*, *Heteranthera dubia*, *Myriophyllum exaloescens*, *Najas flexilis*, *Nymphaea odorata*, *N. tuberosa*, *Potamogeton bupleuroides*, *P. perfoliatus*, *P. Richardsonii*, *Sagittaria rigida*, *Scirpus americanus*, *S. atrocinctus*, *S. atrovirens*, *S. validus*, *Spartina pectinata*, *Vallisneria americana*, *Zizania palustris*; Scirpetum elatum: *Anacharis canadensis*, *Glyceria borealis*, *Heleocharis acicularis*, *H. palustris v. major*, *Heteranthera dubia*, *Myriophyllum exaloescens*, *Najas flexilis*, *Nuphar variegatus*, *Pontederia cordata*, *Potamogeton bupleuroides*, *P. gramineus*, *P. Richardsonii*, *Sagittaria rigida*, *Scirpus americanus*, *S. atrovirens*, *S. validus*, *Scutellaria epilobifolia*, *Sium suave*, *Sparganium eurycarpum*, *Spartina pectinata*, *Typha angustifolia*, *Vallisneria americana*, *Zizania palustris*; Sagittarietum rigidae: *Alisma Plantago-aquatica*, *Anacharis canadensis*, *Brasenia Schreberi*, *Glyceria borealis*, *Heleocharis acicularis*, *H. palustris v. major*, *H. obtusa*, *Hypericum boreale*, *Myriophyllum exaloescens*, *Najas flexilis*, *Nuphar variegatus*, *Pontederia cordata*, *Potamogeton crispus*, *P. gramineus*, *P. panormitanus*, *P. Richardsonii*, *P. spirillus*, *Sagittaria latifolia*, *S. rigida*, *Scirpus validus*, *Sparganium eurycarpum*, *Vallisneria americana*, *Zizania palustris*; b) das praias, §) interiores: *Cyperus esculentus*, *Melilotus alba*, *Polygonum pennsylvanicum*, *Xanthium pungens* §§) exteriores: *Calamagrostis canadensis*, *Desmodium canadense*, *Elymus riparius*, *Myrica Gale*, *Potentilla anserina*, *Spartina pectinata*, *Spiraea latifolia*.

2. da turfeira. Caricetum paludosum: *Carex lanuginosa*, *C. lasiocarpa*, *C. rostrata*; Myricetum galeae: *Myrica Gale*, *Iris versicolor*, *Spiraea latifolia*; Andromedetum glaucophylla; Chamaedaphnetum calyculatae: *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum groenlandicum*; Kalmietum angustifoliae: *Kalmia angustifolia*, *Ledum groenlandicum*, *Vaccinium pennsylvanicum*, *Sarracenia purpurea*; Alnetum incanae: *Alnus incana*; Larix laricina.

B. Da xerossera: 1) do Pinetum strobi: Oenotheretum dumetorum: *Oenothera spp.*; *Ammophila breviligulata*; *Panicum capillare*; *Echinochloa pungens*; Danthonietum spicatae: *Danthonia spicata*; Festucetum rubrae: *Festuca rubra*; Agrostidetum stoloniferae.

ferae: *Agrostis** *stolonifera*; *Trifolium repens*; *Solidaginetum canadense*: *Solidago** *canadensis*, *S.** *rugosa*, *Aster** *umbellatus*, *Veratrum viride*, *Spiraea latifolia*, *S. tomentosa*. 2) do *Betuletum laurentianum*: *Danthonietum spicatae*: *Danthonia** *spicata*; *Trifolietum repentis*: *Trifolium** *repens*, *Meliolotus alba*, *Chenopodium** *album*, *Amaranthus** *retroflexus*, *Polygonum** *spp.*; *Solidaginetum canadense*: *Solidago** *canadensis*, *S.** *rugosa*.

II. Do Serclimax.

A. Ciliares. *Fraxinus** *nigra*, *F.** *pennsylvanica*, *Populus deltoides*, *P. balsanifera*, *Salix** *nigra*, *S.** *spp.*

B. Da várzea de inundação. 1) Acereto-ulmetum laurentianum: *Acer** *rubrum* A.* *saccharinum*, *Cephalanthus** *occidentalis*, *Circaeа latifolia*, *Eupatorium** *perfoliatum*, *Fraxinus** *nigra*, *Ilex** *verticillata*, *Laportea** *canadensis*, *Rhamnus** *alnifolia*, *Rhus** *radicans*, *Salix** *nigra*, *Symplocarpus foetidus*, *Ulmus americana*, *Veratrum viride*.

III. Do Subclimax.

2. Betuletum abietosum: *Abies balsamea*, *Betula lutea*, *B. papyrifera*, *Coptis groenlandica*, *Cornus** *canadensis*, *Ilex** *verticillata*, *Linnaea borealis* v. *americana*, *Lonicera** *canadensis*, *Maianthemum canadense*, *Nemopanthus mucronata*, *Oxalis** *montana*, *Picea mariana*, *P. glauca*, *Pinus** *strobus*, *Populus tremuloides*, *Taxus** *canadensis*, *Tiarella cordifolia*, *Trientalis borealis*, *Trillium undulatum*, *Vaccinium** *corymbosum*, *Viburnum** *cassinoides*, *V.** *lantanoides*; 3. Thujetum occidentalis: *Alnus** *incana*, *'Carex** *spp.*, *Corallorrhiza maculata*, *Dalibarda repens*, *Dicranum undulatum*, *Monotropa uniflora*, *Pyrola elliptica*, *Thuja occidentalis*; 4. Crataegetum boreale: *Amelanchier canadensis*, *Anaphalis** *margaritacea*, *Asclepias** *siriaca*, *Betula populifolia*, *Crataegus** *spp.*, *Danthonia** *spicata*, *Prunus** *virginiana*; 5. Pinetum strobi: *Aster** *cordifolius*, *A.** *macrophyllus*, *Carex** *rugosperma*, *Chimaphila umbellata*, *Corallorrhiza maculata*, *Corylus cornuta*, *Dalibarda repens*, *Danthonia** *spicata*, *Gaultheria** *procumbens*, *Maianthemum canadense*, *Melampyrum lineare*, *Mitchella repens*, *Monotropa uniflora*, *Pinus** *strobus*, *Pyrola elliptica*, *Rubus** *allegheniensis*, *Trientalis borealis*, *Trillium undulatum*, *Vaccinium** *pennsylvanicum*, *Viburnum** *acerifolium*; 6. Betuletum laurentianum: *Aralia** *nudicaulis*, *Aster** *cordifolius*, *A.** *macrophyllus*, *Betula papyrifera*, *B. populifolia*, *Danthonia** *spicata*, *Fragaria** *virginiana*, *Maianthemum canadense*, *Populus tremuloides*, *Prunus** *pennsylvanica*, *Rubus** *allegheniensis*, *R.** *idaeus*, *Solidago** *spp.*, *Trientalis borealis*, *Trillium undulatum*; 7. Aceretum rubri: *Acer** *rubrum*, *Betula papyrifera*, *B. populifolia*, *Carex** *crinita*, *Eupatorium** *maculatum*, *E.** *perfoliatum*, *Fraxinus** *americana*, *F.** *nigra*, *Geum** *canadense*, *Impatiens** *biflora*, *Symplocarpus foetidus*, *Tiarella cordifolia*, *Ulmus americana*, *Veratrum viride*.

IV. Do Quasiclimax.

A. Quasiclimaces nórdicos. 8. Aceretum saccharophori betulosum: *Abies balsamea*, *Acer** *saccharophorum*, *Betula lutea*, *Clintonia borealis*, *Corylus cornuta*, *Hepatica acutiloba*, *Lonicera** *canadensis*, *Mainthenum canadense*, *Oxalis** *montana*, *Ribes** *glandulosum*, *Taxus** *canadensis*, *Trientalis borealis*, *Trillium erectum*, *T. undulatum*, *Viburnum** *lan-*
tanoides; Aceretum saccharophori tsugosum: *Acer** *rubrum*, *A.** *saccharophori*, *A.** *spicatum*, *Betula lutea*, *Corylus cornuta*, *Cypripedium** *acaule*, *Fagus grandifolia*, *Maian-*

themum canadense, Medeola virginiana, Mitchella repens, Taxus canadensis, Trientalis borealis, Trillium undulatum, Tsuga canadensis, Viburnum* lantanoides;*

B. Quasiclimaces meridionais. 10. Aceretum saccharophori ulmosum : *Acer* pennsylvanicum, A.* saccharophorum, Allium tricoccum, Arisaema* atrorubens, Corylus cornuta, Dirca palustris, Fagus grandifolia, Fraxinus* americana, Juglans* cinerea, Laportea* canadensis, Mitella diphylla, Ostrya virginiana, Sambucus* pubens, Tilia americana, Ulmus americana, Viola* canadensis; 11. Aceretum saccharophori quercosum : Acer* rubrum, A.* saccharophori, Carpinus caroliniana, Corylus cornuta, Fagus grandifolia, Hepatica americana, Ostrya virginiana, Quercus* borealis v. maxima, Tilia americana, Trientalis borealis, Uvularia sessifolia; 12. Aceretum saccharophori caryosum : Acer* pennsylvanicum, A.* saccharophori, Amphicarpaea* bracteata, Carya cordiformis, C. ovata, Cornus* alternifolia, Desmodium* grandiflorum, Fagus grandifolia, Hamamelis virginiana, Hydrophyllum virginianum, Osmorrhiza* Claytoni, Parthenocissus quinquefolia, Prunus* serotina, Quercus* alba, Q.* macrocarpa, Sambucus* pubens, Smilax* herbacea, Trillium grandiflorum, Uvularia grandiflora; 13. Aceretum saccharophori nigroides : Acer* nigrum, A.* pennylvanicum A.* saccharophori, Carya ovata, Cornus* alternifolia, Desmodium* grandiflorum, Fagus grandifolia, Mitella diphylla, Osmorrhiza* Claytoni, Sambucus* pubens, Tilia americana, Viola* canadensis, V.* eriocarpa.*

V. Do Clímax.

14. Aceretum saccharophori laurentianum : *Acer* pennylvanicum, A.* saccharophorum, Actaea alba, A. pachypoda, A. rubra, Amphicarpaea* bracteata, Aralia* recemosa, Asarum* canadense, Aster* acuminatus, Carex* arctata, C.* pedunculata, C.* plantaginea, Caulophyllum thalictroides, Claytonia* caroliniana, Cornus* alternifolia, Desmodium* grandiflorum, Dicentra canadensis, D. Cucullaria, Erythronium americanum, Eupatorium* urticaefolium, Hepatica acutiloba, Fagus grandifolia, Fraxinus* americana, Gallium* triflorum, Mitella diphylla, Osmorrhiza* Claytoni, Ostrya virginiana, Phryma leptostachya, Polygonatum pubescens, Prenanthes* alba, P.* altissima, Sambucus* pubens, Sanguinaria canadensis, Sanicula* marilandica, S. trifoliata, Smilacina racemosa, Solidago latifolia, Tilia americana, Trillium erectum, Viola* canadensis, V.* eriocarpa.*

Neste rol encontram-se não só as espécies características como aquelas que de algum modo fazem parte da composição e fisionomia normais das associações. Haverá que distingui-las, portanto, segundo os graus de fidelidade ao habitat mas, antes disso, é interessante investigar, na independência dessa distinção, as variações da freqüência relativa de gêneros politópicos e monotópicos, conforme as diversas associações e os estádios da sera.

Os resultados dessa pesquisa acham-se resumidos nos oito primeiros quadros, correspondentes a análise dos dados segundo a prova estatística de «associação e independência», e permitem concluir :

1º A freqüência relativa de gêneros politópicos e monotópicos não variou de modo significativo, segundo as diversas associações que integram um mesmo estádio da sucessão (quadros 2, 3, 4, 5, 6);

2.º A comparação da freqüência relativa de gêneros politópicos e monotópicos de cada um dos estádios da sera normal, só mostrou variação significativa no seguinte caso: a *freqüência relativa de gêneros politópicos é maior nos estádios pioneiros que nos habitats mais estabilizados, dando-se o inverso com os monotópicos* (quadros 7, 8);

3.º A freqüência relativa média de gêneros politópicos e monotópicos das comunidades pioneiras que formam a turfeira, "com maioria de espécies de origem estranha" à sera analisada, difere significativamente da de quaisquer outras dêsse estádio (quadro 1).

Mas esse não é o modo correto de analisar os dados: confunde nas mesmas classes elementos de amplitude ecológica diversa, e essas não se excluem completamente, podendo ter elementos comuns — os gêneros que ocorrem em mais de uma associação ou estádio da sera — os quais não só tendem a homogenizá-las como, contados reiteradamente, "pesam" de modo exagerado na avaliação da freqüência relativa média de gêneros politópicos e monotópicos. No entanto pode ser útil para uma primeira aproximação.

ANÁLISE COMPLETA

O segundo trabalho do Prof. P. DANSEREAU sobre a floresta de bôrdos laurenciana, que trata das sucessões e seus indicadores, excepcionalmente deixará dúvidas sobre o *habitat* preferencial das diversas espécies. Registrando regularmente onde são características, dominam a sinusia a que pertencem ou têm ótimo de vitalidade, permitiu-me distribuí-las segundo o gráu de fidelidade ao meio, pelas classes definidas em parágrafo anterior, a saber:

I. Gêneros indiferentes:

*Aster** (*A. umbellatus*, XP; *A. cordifolius*, 5, 6; *A. macrophyllus*, 5, 6; *A. acuminatus*, 14); *Carex** (*C. spp.*, Hr; *C. crinita*, 7; *C. rugosperma*, 5; *C. arctata*, 14; *C. pedunculata*, 14; *C. plantaginea*, 14); *Desmodium** (*D. canadense*, Hr; *D. grandiflorum*, 14); *Solidago** (*S. canadensis*, XP, XB; *S. rugosa*, XP, XB; *S. spp.*, 6; *S. latifolia*, 14).

II. Gêneros pioneiros:

*Agrostis** (*A. stolonifera*, XP); *Alisma** (*A. Plantago-aquatica*, Hr); *Amaranthus** (*A. retroflexus*, XB); *Ammophila* (*A. breviligulata*, XP); *Anacharis** (*A. canadensis*, Hr); *Brasenia** (*B. Schreberi*, Hr); *Calamagrostis** (*C. canadensis*, Hr); *Chenopodium** (*C. album*, XB); *Cyperus** (*C. esculentus*, Hr); *Danthonia** (*D. spicata*, XP, XB, 4, 5, 6); *Echinochloa** (*E. pungens*, XP); *Elymus** (*E. riparius*, Hr); *Festuca** (*F. rubra*, XP); *Glyceria** (*G. borealis*, Hr); *Heleocharis** (*H. acicularis*, Hr; *H. obtusa*,

QUADRO 1
COMUNIDADES PIONEIRAS

COMUNIDADES	GÊNEROS		TOTAL	χ^2
	POLITÓPICOS	MONOTÓPICOS		
Hidrossera aquática.....	42	6	48	2.3435
Hidrossera das praias.....	7	1	8	0.3905
Hidrossera da turfeira.....	5	8	13	12.2553
Xerosserra do Pinetum.....	9	3	12	0.0824
Xerosserra do Betuletum.....	6	1	7	0.2206
TOTAL.....	69	19	88	15.2923

QUADRO 2
COMUNIDADES PIONEIRAS

COMUNIDADES	GÊNEROS		TOTAL	χ^2
	POLITÓPICOS	MONOTÓPICOS		
Hidrossera aquática.....	42	6	48	0.1805
Hidrossera das praias.....	7	1	8	0.0301
Xerosserra do Pinetum.....	9	3	12	1.0231
Xerosserra do Betuletum.....	6	1	7	0.0008
TOTAL.....	64	11	75	1.2345

QUADRO 3
SERCLÍMAX

COMUNIDADES	GÊNEROS		TOTAL
	POLITÓPICOS	MONOTÓPICOS	
da Várzea de inundação.....	9	4	13
Ciliares.....	2	1	3
TOTAL.....	11	5	16

QUADRO 4
SUBCLÍMAX

ASSOCIAÇÕES	GÊNEROS		TOTAL	χ^2
	POLITÓPICOS	MONOTÓPICOS		
Betuletum abietosum.....	8	11	19	0.2112
Thujetum occidentalis.....	2	6	8	1.6058
Crataegetum boreale.....	5	2	7	1.6251
Pinetum strobi.....	8	11	19	0.2112
Betuletum laurentianum.....	7	5	12	0.5784
Aceretum rubri.....	6	5	11	0.2271
TOTAL.....	36	40	76	4.4588

QUADRO 5
QUASICLÍMAX

ASSOCIAÇÕES	GÊNEROS		TOTAL	χ^2
	POLITÓPICOS	MONOTÓPICOS		
Aceretum saccharophori betulosum..	6	8	14	0.0031
Aceretum saccharophori tsugosum...	4	9	13	0.8692
Aceretum saccharophori ulmosum...	7	8	15	0.0577
Aceretum saccharophori quersocum..	2	8	10	2.2632
Aceretum saccharophori caryosum...	9	7	16	1.0430
Aceretum saccharophori nigroides....	6	4	10	1.0952
TOTAL.....	34	44	78	5.3314

QUADRO 6
CLÍMAX

ASSOCIAÇÃO	GÊNEROS		TOTAL
	POLITÓPICOS	MONOTÓPICOS	
Aceretum saccharophori laurentianum.....	16	16	32

QUADRO 7

SUCESSÃO ECOLÓGICA x FILOGÊNESE

(SEM LEVAR EM CONTA A FIDELIDADE AO MEIO)

COMUNIDADES	GÊNEROS		TOTAL	χ^2
	POLITÓPICOS	MONOTÓPICOS		
Pioneiras.....	69	19	88	16.1370
Serclímax.....	11	5	16	0.8662
Subclímax.....	36	40	76	3.0282
Quasiclímax.....	34	44	78	5.9402
Clímax.....	16	16	32	0.6854
TOTAL.....	166	124	290	26.6570

QUADRO 8

CLÍMAX "SENSU LATU"

(SEM LEVAR EM CONTA A FIDELIDADE AO MEIO)

COMUNIDADES	GÊNEROS		TOTAL	χ^2
	POLITÓPICOS	MONOTÓPICOS		
Subclímax.....	36	40	76	0.0390
Quasiclímax.....	34	44	78	0.2201
Clímax.....	16	16	32	0.1820
TOTAL.....	86	100	186	0.4411

Hr; *H. palustris* v. *major*, Hr); *Heteranthera** (*H. dubia*, Hr); *Hypericum** (*H. boreale*, Hr); *Melilotus* (*M. alba*, XB, Hr); *Myrica** (*M. Gale* Hr); *Myriophyllum** (*M. exaloescens*, Hr); *Najas** (*N. flexilis*, Hr); *Nuphar* (*N. variegatus*, Hr); *Nymphaea*.* (*N. odorata*, Hr; *N. tuberosa*, Hr); *Oenothera** (*O. spp.*, XP); *Panicum** (*P. capillare*, XP); *Polygonum** (*P. pennsylvanicum*, Hr); *Pontederia** (*P. cordata*, Hr); *Potamogeton** (*P. bupleuroides*, Hr; *P. crispus*, Hr; *P. gramineus*, Hr; *P. panormitanus*, Hr; *P. Richardsonii*, Hr; *P. spirillus*, Hr); *Potentilla** (*P. americana*, Hr); *Sagittaria** (*S. latifolia*, Hr; *S. rigida*, Hr); *Scirpus** (*S. americanus*, Hr; *S. atrocentctus*, Hr; *S. atrovirens*, Hr; *S. validus*, Hr); *Scutellaria** (*S. epilobifolia*, Hr); *Sium** (*S. suave*, Hr); *Sparganium** (*S. eurycarpum*, Hr); *Spartina** (*S. pectinata*, Hr); *Spiraea* (*S. latifolia*, Hr, XP; *S. tomentosa*, XP); *Trifolium** (*T. repens*,

*XP, XB); Typha** (*T. angustifolia*, Hr); *Vallisneria** (*V. americana*, Hr); *Xanthium** (*X. pungens*, Hr); *Zizania* (*Z. palustris*, Hr).

III. Gêneros diferenciais :

*Acer** (*A. saccharinum*, 1; *A. rubrum*, 1, 7, 9, 11; *A. nigrum*, 13; *A. spicatum*, 9; *A. pennsylvanicum*, 10, 12, 13, 14; *A. saccharophorum*, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14); *Aralia** (*A. nudicaulis*, 6; *A. racemosa*, 14); *Betula* (*B. papyrifera*, 2, 6, 7; *B. populifolia*, 4, 6, 7; *B. lutea*, 2, 9, 8); *Cornus** (*C. canadensis*, 2; *C. alternifolia*, 14); *Eupatorium** (*E. perfoliatum*, 1; *E. maculatum*, 7; *E. urticaefolium*); *Fraxinus** (*F. nigra*, 1; *F. pennsylvanica*, 1; *F. americana*, 14); *Hepatica* (*H. americana*, 11; *H. acutiloba*, 14); *Populus* (*P. deltoides*, 1; *P. tacamahaca*, 1; *P. tremuloides*, 2, 6); *Prunus** (*P. pennsylvanica*, 6; *P. virginiana*, 4; *P. serotina*, 12, 14); *Trillium* (*T. undulatum*, 2, 5, 6, 8, 9; *T. grandiflorum*, 12; *T. erectum*, 14); *Viburnum** (*V. acerifolium*, 5; *V. cassinoides*, 2; *V. lantanoides*, 2, 8, 9); *Viola** (*V. canadensis*, 10, 14; *V. eriocarpa*, 13, 14).

IV. Gêneros do serclimax :

*Cephalanthus** (*C. occidentalis*, 1); *Circaeа* (*C. latifolia*, 1); *Rhammus** (*R. alnifolia*, 1); *Rhus** (*R. radicans*, 1); *Salix** (*S. nigra*, 1); *Symplocarpus* (*S. foetidus*, 1, 7); *Ulmus* (*U. americana*, 1, 7, 10).

V. Gêneros do subclimax :

Abies (*A. balsamea*, 2, 8); *Amelanchier* (*A. canadensis*, 4); *Anaphalis** (*A. marginata*, 4); *Chimaphila* (*C. umbellata*, 5); *Coptis* (*C. groenlandica*, 2); *Corallorrhiza* (*C. maculata*, 5); *Corylus* (*C. cornuta*, 5, 8, 9, 10, 11); *Crataegus** (*C. sp.*, XP, 4); *Dalibarda* (*D. repens*, 3, 5); *Dicranum* (*D. undulatum*, 3); *Fragaria** (*F. virginiana*, 6); *Gaultheria** (*G. procumbens*, 5); *Geum** (*G. canadense*, 7); *Ilex** (*I. verticillata*, 1, 2); *Impatiens** (*I. biflora*, 7); *Linnaea* (*L. borealis* v. *americana*, 2); *Maianthemum* (*M. canadense*, 2, 5, 6, 7, 8, 9); *Melampyrum* (*M. lineare*, 5); *Monotropa* (*M. uniflora*, 3, 5); *Nemopanthus* (*N. mucronata*, 2); *Oxalis** (*O. montana*, 2, 8); *Picea* (*P. glauca*, 2; *P. mariana*, 2); *Pinus** (*P. strobus*, 2, 5); *Pyrola* (*P. elliptica*, 3, 5); *Rubus** (*R. allegheniensis*, 5, 6; *R. idaeus*, 6); *Thuja* (*T. occidentalis*, 3); *Tiarella* (*T. cordifolia*, 2); *Vaccinium** (*V. corymbosum*, 2; *V. pensylvanicum*, 5); *Veratrum* (*V. viride*, XP, 1, 7).

VI. Gêneros do quasiclimax :

Allium (*A. tricoccum*, 10); *Arisaema** (*A. atrorubens*, 10); *Carpinus* (*C. caroliniana*, 11); *Carya* (*C. ovata*, 12; *C. cordiformis*, 12); *Clintonia* (*C. borealis*, 8); *Cypripedium** (*C. acaule*, 9); *Dirca* (*D. palustris*, 11); *Hamamelis* (*H. virginiana*, 12); *Hydrophyllum* (*H. acutiloba*, 8; *H. Virginianum*, 12); *Juglans** (*J. cinerea*, 1, 10); *Laportea** (*L. canadensis*, 1, 10); *Medeola* (*M. virginiana*, 9); *Mitchella* (*M. repens*, 9); *Mitella* (*M. diphylla*, 10); *Parthenocissus* (*P. quinquefolia*, 12); *Quercus** (*Q. borealis*, 11; *Q. alba*, 12; *Q. macrocarpa*, 12); *Ribes** (*R. glandulosum*, 8); *Smilax** (*S. herbacea*, 12); *Taxus* (*T. canadensis*, 2, 8, 9); *Trientalis* (*T. borealis*, 2, 5, 6, 8, 9, 11); *Tsuga* (*T. canadensis*, 9); *Uvularia* (*U. sessilifolia*, 11); *U. grandiflora*, 12).

VII. Gêneros do clímax:

Actaea (*A. alba*, *A. pachypoda*, *A. rubra*); *Amphicarpaea** (*A. bracteata*, 12, 14); *Asarum* (*A. canadense*); *Caulophyllum* (*C. thalictroides*); *Claytonia** (*C. caroliniana*); *Dicentra* (*D. canadensis*, *D. cucularia*); *Erythronium* (*E. americanum*); *Fagus* (*F. grandifolia*, 8, 9, 10, 11, 12, 14); *Galium** (*G. triflorum*); *Osmorhiza** (*O. claytoni*, 12, 13, 14); *Ostrya* (*O. virginiana*, 10, 11, 14); *Phryma* (*P. leptostachya*); *Polygonatum* (*P. pubescens*); *Prenanthes** (*P. alba*, *P. altissima*); *Sambucus** (*S. pubens*, 10, 12, 13, 14); *Sanguinaria* (*S. canadensis*); *Sanicula* (*S. marylandica*, *S. trifoliata*); *Smilacina* (*S. racemosa*); *Tilia* (*T. americana*, 10, 11, 14; *T. glabra*).

OBSERVAÇÕES

As espécies comuns à associações contíguas, se não mostram preferência por qualquer delas são consideradas, nesta análise, como pertencentes à comunidade invasora. Nesse particular, as associações do serclímax e as do quasiclímáx, estreitamente ligadas a fatores topográficos, são sempre consideradas como invadidas pelas comunidades vizinhas.

RESULTADO

A análise completa, representada no quadro 9, evidencia não só a correlação entre a freqüência relativa de gêneros politópicos e monotópicos e a evolução da sera, como evidencia também outra correlação que se poderá exprimir do seguinte modo:

QUADRO 9

FIDELIDADE AO MEIO x FILOGENESE

(AS CLASSES DE GÊNEROS ESTÃO DISPOSTAS EM SÉRIE DECRESCENTE SEGUNDO O GRAU AMPLITUDE ECOLÓGICA. A SÉRIE COMEÇA COM OS GÊNEROS INDIFERENTES E TERMINA COM OS ESTRICTAMENTE LIMITADOS AO MEIO MESÓFILO E ESTÁVEL DO CLÍMAX)

GÊNEROS	GÊNEROS				TOTAL	χ^2		
	POLITÓPICOS		MONOTÓPICOS					
	N. ^o	%	N. ^o	%				
Indiferentes.....	4	100.0%	0	0.00%	4	2.8717		
Pioneiros.....	36	87.8%	5	12.2%	41	14.7673		
Diferenciais.....	8	72.7%	3	27.3%	11	0.9530		
do Serclímax.....	4	57.1%	3	42.9%	7	0.0033		
do Subclímax.....	11	39.3%	17	60.7%	28	4.1246		
do Quasiclímáx.....	9	37.5%	15	62.5%	24	4.2319		
do Clímax.....	6	31.6%	13	68.4%	19	5.5378		
TOTAL.....	78		56		134	32.4896		

Numa sera, a freqüência relativa de gêneros politópicos é maior entre aqueles que são euribióticos, dando-se o inverso com os monotópicos cuja freqüência relativa é maior entre os estenobióticos.

SUMMARY

In a previous paper it was shown that the ecological succession phenomenon is correlated with the phylogenetic progression.

Also, in "indifferent genera", following well established evolutionary trends, it was found that the species of generalized morphology pertain to the pioneer's habitats, while the more differentiated species are confined to more stabilized habitats (DIRECT METHOD).

Among the "characteristic genera", it was also found that the monotypes occur with higher relative frequency in the final stages of the succession, while those genera with a dispersion area covering more than one biogeographical realm have a higher relative frequency in the pioneer stages. Taking the mono-monotypic genera, with exception of the occasional very rare relicts, as modern ones, and the polytopics as the older genera, the above mentioned correlation is again indicated. (INDIRECT METHOD).

In the present paper the use of the "indirect method" as applied to plant populations has been demonstrated.

BIBLIOGRAFIA

BRAUN-BLANQUET, DR. J.

1932. Plant Sociology, Trad., Rev. e Ed. por Fuller, G. D. & Conard, H. S. Harper & Brothers, N. York & London.

CAIN, S. A.

1944. Foundations of Plant Geography. Harper & Brothers, N. York & London.

ENGLER, A. & PRANTL, K.

1897-1909. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 1.^a Ed. Tomos 2-4. Engelman, Wilh. Leipzig.

1926-1936. Id. 2.^a Ed. por Engler, A. Pt. 15-a, 16-b, -c, 17-b, 18-a, 19-a, -c, 21. Engelman, Wilh. Leipzig.

ENGLER, A.

1936. Syllabus der Pflanzenfamilien. 11.^a Ed. rev. por Diels, Dr. L. Gebr. Borntraeger. Berlim.

LEMÉE, A.

1929-1943. Dictionnaire descriptif et synonymique des genres des plantes phanérogame. Tomo I-VIII. Imp. Commerc. et Admin. Brest.

OLIVEIRA CASTRO, G. M. de

1946. Filogênese e Sucessão. An. Acad. Brasil. de Ciênc. 18 (2) : 121-125.

VELOSO, H. P.

1945. As comunidades e as estações botânicas de Teresópolis, Estado do Rio de Janeiro. Bol. Mus. Nac. (Bot.), 3 : 1-95.

WILLIS, J. C.

1931. A Dictionary of the flowering Plants and Ferns. 6.^a Ed. Univ. Press, Cambridge.